

4. 魚の成長 ー体長組成と成長曲線ー

4.1 概要

魚のサイズは季節や年により変化します。資源全体として見たとき、成長により1尾の体重は増加しますが、個体数は減少していきます。水産資源の有効利用を考え、どのサイズの魚を漁獲するか、あるいは漁獲を制限するかを提案するためには、魚の成長をモデルで表す必要があります。これが成長曲線です。

成長曲線をモデルで表すために必要なデータは、年齢別の体長や体重です。これらの元となるデータは魚体測定によって得ることができます。魚体測定データを整理して体長組成を作成します。体長組成における複数のモードが年齢群であるかどうかは、体長組成の季節変化から、1年後にそれぞれのモードが大きい方に移動していれば年齢と確認できます。

体長組成の季節変化が追えない場合、各モードにあたる個体から採集した鱗や耳石などの年齢形質から年齢群を確認することができます。この場合でも年輪が本当に1年に1本形成されているかを確認することが必要です。そのためにも季節的な魚体測定が必要になります。

ここでは、まず体長組成に複数のモードが見られる場合、これらを各年齢群に分解し、平均体長などを求める方法を紹介します。この方法については、相澤・滝口(1999)に詳しく紹介されています。次に各年齢群の平均体長からエクセルのソルバーを利用して成長曲線を求める方法を紹介します。成長曲線の当てはめについては、赤嶺(2007)に詳しく紹介されています。なお、体長組成から平均体長などを計算するためのワークシートは神奈川県水産技術センターの相澤康主任研究員から、また成長曲線を求めるワークシートは中央水産研究所の赤嶺達朗主幹研究員から提供していただいたものを利用しやすいように変更しました。

補足ではベルタランフィーの成長曲線の導き方を紹介しています。また、ワルフォード(Walford)の定差図を利用した成長曲線の求め方と定差図の導き方も紹介していますが、定差図を利用した成長曲線は、推定モデルで仮定される誤差が想定される測定誤差と一致しないため、最近では使われていません。しかし、ワルフォードの定差図により求めたパラメータをソルバーによる方法の初期値として利用するとより安定した結果を得ることができます。

4.2 具体例

4.2.1 体長組成の解析(4-growth.xls - Sheet 4.2.1)

相澤・滝口(1999)は、繰り返し計算で最尤法を解く Hasselblad 法(1966)に加えて、エクセルに組み込まれているソルバーを利用して目的関数の最適解を探索する方法で、使用する目的関数により最尤法、カイ二乗の最小化法、最小二乗法の3つの方法、計4つの方法を紹介します。Sheet 4.2.1はこれら4つの方法で、年齢群ごとの個体数割合 $K(\%)$ 、平均体長 μ 、標準偏差 σ を求めることができます。

Hasseblad の方法の操作手順

第1段階：エクセルのオプションを開き、「数式」を選択し、「計算方法の設定」が「自動」になっていることを確認して下さい。「手動」となっているときは「自動」に変更して下さい（注1参照）。

第2段階：体長階級別の個体数を①の黄色の実測値個体数の欄に入力して下さい。また、必要に応じて②の8～33の体長階級の値も変更して下さい。これにより表示されている体長組成が変化します。

第3段階：体長組成を見ながら、③の黄色に初期値を入力して下さい。K（%）の個体数割合は合計が1になるように調整して下さい。 μ の平均体長はモードの値で結構です。 σ の標準偏差は全て階級幅でも結構です。例の場合では、 $\sigma = 1.0$ です。

第4段階：③の黄色の初期値の部分をコピーして、④の正規分布に貼り付けて下さい。これにより、⑤のC122:L124に各年齢群の割合K（%）、平均体長 μ 、標準偏差 σ の新しいパラメータが出力されます。

第5段階：反復計算機能に切り替えるために、再び、エクセルのオプションを開き、「数式」を選択し、「計算方法の設定」で、「手動」と「反復計算を行う」を選択します。ここでは「最大反復回数」や「変化の最大値」を必要に応じて変更したのち「OK」をクリックします。

第6段階：④の正規分布の表のC23:L25に第4段階でC122:L124に出力された新しいパラメータが入るように式を入れます。すなわち、C23に=C122、C24に=C123、C25に=C125・・L25に=L124を入力します。省力化のため、C23に=C122を入力し、このセルをC23:L25のセルにコピーしても結構です。

第7段階：手動での繰り返し計算を起動させるためにF9を押すと、⑥に計算結果が出力されます。

ソルバーによる計算法の操作手順

第1段階から第4段階までは上記と同じです。なお、エクセルのオプションを開き、「数式」を選択し、「計算方法の設定」が「自動」になっていることを確認して下さい。「手動」となっているときは「自動」に変更して下さい。

第5段階：「データ」から「ソルバー」を選択します（エクセル2003では「ツール」から）。ソルバーを選択すると「パラメータ設定」が表示されます。最小二乗法の場合は、目的セルとして⑦の最小二乗法の目的関数のセルを指定し、最小値を選択します。カイ二乗法の場合は、目的セルとして⑧のカイ二乗法の目的関数のセルを指定し、最小値を選択します。最尤法の場合は、目的セルとして⑨の最尤法の目的関数のセルを指定し、最大値を選択します。また、変化させるセルの範囲は各年齢群の割合K（%）、平均体長 μ 、標準偏差 σ です。制約条件は各年齢群の割合が負でないこと、割合K（%）の合計が1であることです。これらが妥当かを確認した後、「実行」をクリックして下さい。④の正規分布の表のC23:L25に結

果が出力されます。

なお、Excel でソルバーを使用するには、ソルバーアドインを読み込む必要があります。よくわからない場合は、「？」でソルバーを検索してください（注 2 参照）。

4.2.2 ベルタランフィ어의成長曲線

ベルタランフィ어의成長曲線は次の式で表されます。なお、このベルタランフィ어의成長曲線の導き方は、補足 4.3.1 を参考にしてください。

$$I_t = I_\infty \{1 - e^{-K(t-t_0)}\} \quad (1)$$

この式(1)には I_∞ 、 K 、 t_0 の 3 つのパラメータが含まれています。 I_∞ は最大到達体長です。 K は成長係数で、大きいほど曲線の立ち上がりが早くなります。 t_0 は $I_t = 0$ としたときの年齢で、曲線をスムーズに当てはめるための仮定のものであります。

4.2.3 エクセルのソルバーを利用して成長曲線を求める方法 (4-growth.xls - Sheet 4.2.3)

年齢別の実際の平均体長を用いて、ベルタランフィ어의成長曲線の I_∞ 、 K 、 t_0 の 3 つのパラメータを変化させ、実際の体長と計算体長との残差平方和を最小にするパラメータをソルバーで求める方法です。なお、平均体長のバラツキを考慮する場合には、差異の二乗をさらに標準偏差で補正しますが、その補正の必要がない場合は 1 とします。

なお、ソルバーを利用する際の I_∞ 、 K 、 t_0 の初期値として、ワルフォードの定差図により求めたパラメータを利用するとより安定した結果を得ることができます。

4.3 補足

4.3.1 ベルタランフィ어의成長曲線の導き方

ベルタランフィ어의成長曲線は、魚が餌から栄養を吸収し、また体を動かして栄養を消費し、その差により成長していると仮定しています。栄養の吸収は消化管の面積に比例し、栄養の消費は体重に比例するとします。この考えを式にすると次のようになります。

$$\begin{aligned} (\text{魚の成長}) &= (\text{魚の消化管から栄養を吸収する量}) - (\text{魚が動いて栄養を消費する量}) \\ &= (\text{吸収する量は消化管の面積、つまり体長の 2 乗に比例}) - \\ &\quad (\text{消費する量は体重、つまり体長の 3 乗に比例}) \end{aligned}$$

$$dW/dt = HS - KW \quad (2)$$

この式(2)は体重の変化が栄養の吸収（同化） HS と栄養の消費（異化） KW の差であること

を示しています。ここで S は消化管の面積で、 W は体重で、 H と K は定数です。

S は体長の 2 乗に比例し $S = pI^2$ 、 W は体長の 3 乗に比例し $W = qI^3$ として、式(2)に代入すると、

$$dW/dt = HpI^2 - KqI^3 \quad (3)$$

先の体重の式 $W = qI^3$ を I で微分すると、 $dW = 3qI^2 dI$

***** 微分の公式 x^a の微分は ax^{a-1}

これを式(3)に代入すると、

$$3qI^2 dI/dt = HpI^2 - KqI^3$$

これから、 $dI/dt = (HpI^2 - KqI^3) / (3qI^2) = Hp / 3q - K I / 3 = (K/3)(Hp/Kq - I)$

ここで $K/3 = K'$ $Hp/Kq = a$ とすると $dI/dt = K'(a - I)$

これは $dI/(a - I) = K' dt$

積分すると $-\ln(a - I) = K' t + C$ ***** 積分の公式 $1/x$ の積分は $\ln(x) + C$ *****

$$a - I = C' e^{-K' t}$$

従って $I = a - C' e^{-K' t}$

初期条件として $t = t_0$ のとき、 $I = 0$ とすると、

$$0 = a - C' e^{-K' t_0} \text{ から、 } C' = a / e^{-K' t_0} = a e^{K' t_0}$$

ゆえに $I = a - C' e^{-K' t} = a - a e^{K' t_0} e^{-K' t} = a(1 - e^{-K'(t-t_0)})$

$t = \infty$ のとき、 $I = I_\infty$ とすると、 ***** 指数関数 $e^{-\infty} = 1/e^\infty = 0$ *****

$$a = I_\infty$$

ゆえに $I = I_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)})$

$$I \text{に添字 } t \text{ をつけると} \quad I_t = I_{\infty} \{1 - e^{-K(t-t_0)}\} \quad (4)$$

となり、ベルタランフィ어의成長曲線になります。

ここで、

I_{∞} は最大体長

K は成長係数です。この値が大きいほど、最大体長に早く近づきます。つまり初期の成長が良いことになります。

t_0 は体長が0となる理論上の年齢です。

4.3.2 ワルフォード(Walford)の定差図を利用する方法(4-growth.xls - Sheet 4.3.2)

ベルタランフィ어의成長曲線の3つのパラメータはワルフォード(Walford)の定差図を利用して推定することもできます。ベルタランフィ어의成長曲線(1)を変形して、下記の定差図の式(5)を導きます。なお、この式の導き方は、補足4.3.3を参考にして下さい。

$$I_{t+1} = I_{\infty} (1 - e^{-K}) + e^{-K} I_t \quad (5)$$

式(5)は I_{t+1} が I_t に対して直線回帰し、そのY切片が $I_{\infty} (1 - e^{-K})$ 、回帰係数が e^{-K} であることを示しています。従って、 I_t に対して I_{t+1} を直線回帰させると、 I_{∞} と K が推定できます。そして I_{∞} と K が推定されると、 t_0 が推定できます。ただし、どの年齢の体長を使うかで t_0 が変わるという問題はあります。

I_t に対して I_{t+1} を直線回帰させた図を、ワルフォード(Walford)の定差図と呼んでいます。Sheet 4.3.2 は以西のキダイを例に、ワルフォードの定差図を作成し、最小二乗法で直線回帰させた場合とエクセルのソルバーで求めた場合を示しています。また、エクセルの関数 slope と intercept を使った場合も示しています。

4.3.3 ワルフォード(Walford)の定差図の導き方

$$\text{式(4)から } I_{t+1} = I_{\infty} \{1 - e^{-K(t+1-t_0)}\} \quad (6)$$

$$\text{また、式(4)から } e^{-K(t-t_0)} = 1 - I_t / I_{\infty} \quad (7)$$

$$\text{式(6)は、} I_{t+1} = I_{\infty} \{1 - e^{-K(t+1-t_0)}\} = I_{\infty} \{1 - e^{-K(t-t_0)} e^{-K}\}$$

これに式(7)を代入して、

$$I_{t+1} = I_{\infty} \{ 1 - (1 - I_t / I_{\infty}) e^{-k} \} = I_{\infty} (1 - e^{-k} + e^{-k} I_t / I_{\infty}) = I_{\infty} (1 - e^{-k}) + e^{-k} I_t$$

(8)

4.4 引用文献


- 4.4.1 相澤康・滝口直之. 1999. MS-Excel を用いたサイズ度数分布から年齢組成を推定する方法の検討. 水産海洋研究, 63:205-214.
- 4.4.2 赤嶺達郎. 2007. 水産資源学の基礎. 恒星社厚生閣. 115pp.
- 4.4.3 Hasselblad, V. 1966. Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. Technometrics, 8:431-444.

4.5 雛形になる文献

- 4.5.1 養松郁子・廣瀬太郎・白井 滋. 2012. 隠岐諸島西方海域におけるベニズワイガニ雌の成長. Nippon Suisan Gakkaishi, 78(2):230-240.
- 4.5.2 稲川 亮・服部 努・渡邊一仁・成松庸二・伊藤正木. 2012. 東北地方太平洋沖におけるサメガレイの成長様式および漁獲物の年齢組成. Nippon Suisan Gakkaishi, 78(6):1118-1126.

注1:


Sheet 4.2.1 は例では反復回数 500 回、計算結果の変化の最大値は 0.0001 と設定されていますが、これらを変更する場合は次に従って下さい。

1.  (Microsoft Office ボタン) をクリックし、[Excel のオプション] をクリックします。次に、[数式] をクリックします。
2. [計算方法の設定] の [反復計算を行う] チェック ボックスをオンにします。
3. 再計算を実行する最大の回数を設定するには、[最大反復回数] ボックスに反復計算の回数を入力します。反復計算の回数が多いほど、ワークシートの再計算に必要な時間は長くなります。

4. 計算結果の変化の最大値を設定するには、[変化の最大値] ボックスに数値を入力します。数値が小さいほど、計算結果は正確になりますが、ワークシートの再計算に必要な時間は長くなります

注 2:

なお、Excel でソルバーを使用するには、次の手順でソルバーアドインを読み込む必要があります。よくわからない場合は、ソルバーで検索してください。

1.  (Microsoft Office ボタン) をクリックし、[Excel のオプション] をクリックします。
2. [アドイン] をクリックし、[管理] ボックスの一覧の [Excel アドイン] をクリックします。
3. [検索] をクリックします。
4. [有効なアドイン] ボックスの一覧の [ソルバー アドイン] チェック ボックスをオンにし、[OK] をクリックします。
5. ソルバー アドインを読み込むと、[データ] タブの [分析] で [ソルバー] コマンドを利用できるようになります。